

УДК 576.895.42 : 599.323.3

**ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА
MYOBIIDAE (ACARI: PROSTIGMATA) И ТУШКАНЧИКООБРАЗНЫХ
(RODENTIA: DIPODOIDEA)**

© А. В. Бочков

Реконструирована филогения клещей-миобиид подрода *Dipodomyobia* Bochkov, 1997 (Acari: Myobiidae: *Cryptomyobia*), обитающих на тушканчикообразных (Rodentia: Dipodoidea). Проведен сравнительный анализ филогенетических систем рассматриваемой группы паразитов и их хозяев. Показана высокая степень филогенетического параллелизма миобиид и тушканчикообразных.

Одна из причин высокого интереса исследователей к паразито-хозяйным связям членистоногих с наземными позвоночными заключается в том, что данные об этих связях могут выступать в качестве дополнительных аргументов при реконструкции филогении хозяев (Eichler, 1948; Brooks, 1979, 1981; Балашов, 1982; Timm, 1983; Kim, 1985; Nutting, 1985; Clayton, Moore, 1997).

Целью настоящего сообщения является анализ сопряженной эволюции клещей сем. Myobiidae (Acari: Prostigmata) и тушканчикообразных (Rodentia: Dipodoidea). Кладистическим методом реконструирована филогения клещей-миобиид, обитающих на этих хозяевах, и проведен сравнительный анализ филогенетических систем рассматриваемой группы паразитов и тушканчикообразных.

Следует заметить, что выбор данных групп для изучения феномена параллельной эволюции не случаен. Наиболее четкие картины филогенетического параллелизма могут быть выявлены в том случае, когда имеется достаточно древняя и хорошо дифференцированная группа хозяев, с одной стороны, и группа их постоянных узкоспецифичных паразитов — с другой. Выбранные нами таксоны как паразитов (клещи сем. Myobiidae), так и хозяев (тушканчикообразные) соответствуют этим требованиям.

Сем. Myobiidae представлено исключительно кругложизненными и высокоспецифичными паразитами, демонстрирующими яркий пример коэволюционных отношений с млекопитающими. Всем видам, входящим в это семейство, свойственна высокая специфичность к хозяевам, круг которых, как правило, ограничен одним видом (моноксенные паразиты) или несколькими видами, относящимися к одному роду (олигоксенные паразиты) (Fain, 1994; Бочков, 1999a). Такая узкая специфичность миобиид, вероятно, возникла в процессе их длительной сопряженной эволюции с различными группами млекопитающих, в том числе и грызунами (Jameson, 1955; Dusbabek, 1969; Fain, 1975, 1994; Fain, Lukoschus, 1977; Uchikawa, 1988; Бочков, 1999a, 1999b).

Хозяева миобиид — тушканчикообразные (Rodentia: Dipodoidea) весьма древние и высокоспециализированные грызуны, для которых имеются хорошо разработанные филогенетические реконструкции (Шенброт, 1992). Согласно современным представлениям, надсем. Dipodoidea состоит из четырех семейств: Allactagidae, Dipodidae,

Таблица 1

Список видов подрода *Dipodomyobia* (Myobiidae: *Cryptomyobia*) и их хозяев
 Table 1. List of species of the subgenus *Dipodomyobia* (Myobiidae: *Cryptomyobia*)

Паразит	Хозяин
Группа видов <i>allactaga</i>	Сем. Allactagidae
<i>C. (D.) majori</i> (Bochkov, 1997)	<i>Allactaga</i> (s. str.) <i>major</i>
<i>C. (D.) parallactaga</i> (Bochkov, 1997)	<i>A. (Parallactaga) euphratica</i>
<i>C. (D.) allactaga</i> (Fain et Lukoschus, 1979)	<i>A. (Orientallactaga) sibirica</i>
<i>C. (D.) allactodipi</i> (Bochkov, 1997)	<i>Allactodipus bobrinskii</i>
<i>C. (D.) pygeretmusi</i> (Bochkov, 1997)	<i>Pygeretmus</i> (s. str.) <i>platyurus</i>
	<i>P. (s. str.) shirkovi</i>
<i>C. (D.) alactaguli</i> (Bochkov, 1997)	<i>P. (Alactagulus) pumilio</i>
Группа видов <i>dipi</i>	Сем. Dipodidae
<i>C. (D.) dipi</i> (Bochkov, 1997)	<i>Dipus sagitta</i>
<i>C. (D.) stylodipi</i> (Bochkov, 1997)	<i>Stylodipus telum</i>
<i>C. (D.) jaculus</i> (Fain et Lukoschus, 1976)	<i>Jaculus gerboa</i>
	<i>J. orientalis</i>
<i>C. (D.) paradipi</i> (Bochkov, 1997)	<i>Paradipus ctenodactylus</i>
<i>C. (D.) baranovae</i> (Bochkov, 1997)	<i>Salpingotus crassicauda</i>

Zapodidae и Sminthidae (Шенброт и др., 1995). Тушканчикообразные широко представлены в фауне бывшего СССР, и большая часть видов оказалась доступной для данного паразитологического исследования. В табл. 1 приведен список всех видов тушканчиков, на которых были обнаружены миобии. В табл. 1 показано, что миобии известны с представителей всех родов сем. Allactagidae и с 5 из 7 родов — Dipodidae, оставаясь не найденными на тушканчиках родов *Cardiocranius* и *Eremodipus*. В видовом отношении эти два семейства тушканчикообразных также хорошо исследованы. Так, из 18 видов, обитающих в фауне бывшего СССР, миобии известны с 11 (Бочков, 1997).

На тушканчикообразных сем. Dipodidae и Allactagidae паразитируют миобии подрода *Dipodomyobia* Bochkov, 1997 рода *Cryptomyobia* Radford, 1951 (Бочков, 1997, 1999б). Ранее в пределах этого подрода были выделены две группы видов: виды группы *allactaga* паразитируют на тушканчикообразных сем. Allactagidae, *dipi* — на Dipodidae (Бочков, 1997). Данные, представленные в табл. 1, позволяют заключить, что клещи подрода *Dipodomyobia* связаны с определенным родом или подродом хозяев.

С Zapodidae известен только один вид миобиид *Radfordia ewingi* Fox, 1937, который паразитирует на *Zapus hudsonicus americanus* в США (Fain, Lukoschus, 1977). Из-за своеобразного строения эти клещи в настоящее время не могут быть отнесены к какому-либо из имеющихся подродов рода *Radfordia* Ewing, 1938, вследствие чего *R. ewingi* рассматриваются как вид incertae sedis в пределах этого рода (Бочков, 1999б). На представителях сем. Sminthidae миобии, по-видимому, отсутствуют.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованный материал хранится в коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН). Были изучены самки, тритонимфы, а также все известные самцы 10 из 11 описанных видов подрода *Dipodomyobia*. Признаки единственного вида, материалом по которому мы не располагаем, *C. jaculus* (Fain et Lukoschus, 1976), приведены по описанию самки и тритонимфы из работы Фэна и Лукошуса (Fain, Lukoschus, 1977). При обозначении щетинок клещей использована номенклатура Фэна (Fain, 1973), разработанная для сем. Myobiidae.

Кластический анализ подрода выполнен с помощью компьютерной программы PAUP 3.0s. Все признаки кодировались бинарно и не взвешивались. Аутопоморфные признаки не были включены в анализ, так как они не влияют на топологию древа. Размещение признаков на древе было проведено по алгоритму DELTRAN, предполагающему большую вероятность гомоплазий по сравнению с реверсиями. Выбор этого алгоритма определялся характером большинства использованных признаков (число и форма щетинок), для которых независимое возникновение апоморфного состояния более вероятно. В качестве внешней группы выступала гипотетическая, так как монофилия подрода *Dipodomyobia* была обоснована ранее (Бочков, 1997, 1999б). Этот подрод хорошо очерчен морфологически и обладает следующей уникальной комбинацией признаков, подтверждающих его монофилию: коксы III с 2—3 щетинками, щетинки 13 самок волосовидные, генитальный щиток самцов ромбовидной формы, несет длинные ланцетовидные щетинки *dl*.

КЛАСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Первоначально в анализе было использовано 13 признаков (признаки 1—13 в табл. 2). Ниже приведено обоснование их полярности (0 — плезиоморфия, 1 — апоморфия).

Признаки имаго.

1. Число члеников ноги I. У всех представителей рода *Cryptomyobia* нога состоит из 3 свободных члеников (колено, голень и лапка слиты). У представителей более примитивных родов миобиид, например *Idiurobia* Fain, 1973, нога I состоит из

Таблица 2

Матрица признаков видов подрода *Dipodomyobia* (Myobiidae: *Cryptomyobia*)

Table 2. Datamatrix of the characters of the subgenus *Dipodomyobia* (Myobiidae: *Cryptomyobia*)

Вид клеща	Признак													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Внешняя группа	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. allactodipi</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>C. majori</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. allactaga</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>C. parallactaga</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>C. alactaguli</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>C. pygeretmusi</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>C. dipi</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. baranovae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. stylodipi</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. paradipi</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. jaculus</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0

4 свободных члеников (слиты только голень и лапка), либо все членики ног свободные, как у *Archemyobia* Jameson, 1955.

Нога I с 4—5 свободными члениками — 0, с 3 — 1.

2. Число щетинок колен IV. Исходно у видов подродов *Dipodomys* колено IV с 7 щетинками, тогда как у части видов одна из щетинок редуцирована.

Колено IV с 7 щетинками — 0, с 6 — 1.

Признаки самки.

3. Длина щетинок *ic2*, *ic3*. Для наиболее примитивных миобий грызунов, относящихся к родам *Proradfordia* Lukoschus e. a., 1973 и *Idiurobia* и некоторым под родам *Radfordia*, характерны длинные интеркоксальные щетинки II—IV пар. Поэтому исходным состоянием, вероятно, надежнее считать длинные щетинки *ic2*, *ic3*, которые длиннее или равны *ic1*. У *C. pygeretmusi* (Bochkov, 1997) эти щетинки относительно длинные, 27—38 мкм, но все же вдвое короче, чем *ic1* (57—67 мкм). Поэтому состояние признака оценивается для данного вида как апоморфное.

Щетинки *ic2*, *ic3* длиннее или равны *ic1* — 0, короче — 1.

4. Длина щетинок *ic1*. Интеркоксальные щетинки I пары у подавляющего числа видов миобиид не превышают 80 мкм длины, вероятно, такое состояние этого признака может рассматриваться как исходное. Только у двух представителей под рода *Dipodomys* данные щетинки имеют гипертрофированную длину (более чем 100 мкм).

Щетинки *ic1* короче 80 мкм — 0, длиннее или равны 100 мкм — 1.

5. Длина щетинок *ic4*. Поляризация этого признака проведена сходно с признаком 3.

Щетинки *ic4* длиннее 50 мкм — 0, короче 30 мкм — 1.

6. Форма щетинок *ve*. Наиболее простой формой щетинок является волосовидная форма. В пределах сем. *Myobiidae* дорсальные щетинки проподосомы обычно приобретают ланцетовидную форму. Однако у части представителей под рода *Dipodomys* форма щетинок *ve* становится более сложной. Эти щетинки состоят из 2 частей, волосовидного жгутика и крышечки, прикрывающей его в базальной части.

Щетинки *ve* ланцетовидные — 0, состоят из волосовидного жгутика и крышечки — 1.

7. Длина щетинок *cxII* 1, 2. Поляризация этого признака проведена сходно с признаком 3.

Щетинки *cxII* 1, 2 длиннее *cxI* 1, 2 в 3—4 раза — 0, почти равны — 1.

Признаки тритонимфы.

8. Форма щетинок *ic2—ic4*. Щетинки *ic2—ic4* у подавляющего большинства тритонимф сем. *Myobiidae* волосовидной формы. У некоторых представителей под рода *Dipodomys* эти щетинки приобретают пальцевидную форму.

Щетинки *ic2—ic4* волосовидные — 0, пальцевидные — 1.

9. Форма щетинок кокс II—IV. Поляризация этого признака проведена сходно с признаком 8.

Щетинки *cxII—IV* волосовидные — 0, пальцевидные — 1.

10. Длина щетинок *d4*. Поляризация этого признака проведена сходно с признаком 3.

Щетинки *d4* длиннее 25 мкм — 0, короче или равны 20 мкм — 1.

11. Форма щетинок *d3*. Поляризация этого признака проведена сходно с признаком 8.

Щетинки *d3* волосовидные — 0, ланцетовидные — 1.

12. Длина щетинок *d5*. Поляризация этого признака проведена сходно с признаком 3.

Щетинки *d5* не короче 6 мкм — 0, короче — 1.

13. Строение анальных щетинок. У большинства видов сем. *Myobiidae* анальные щетинки хорошо развиты, тогда как у некоторых представителей под рода *Dipodomys* они редуцированы до небольших альвеол.

Анальные щетинки хорошо развиты — 0, редуцированы до альвеол — 1.

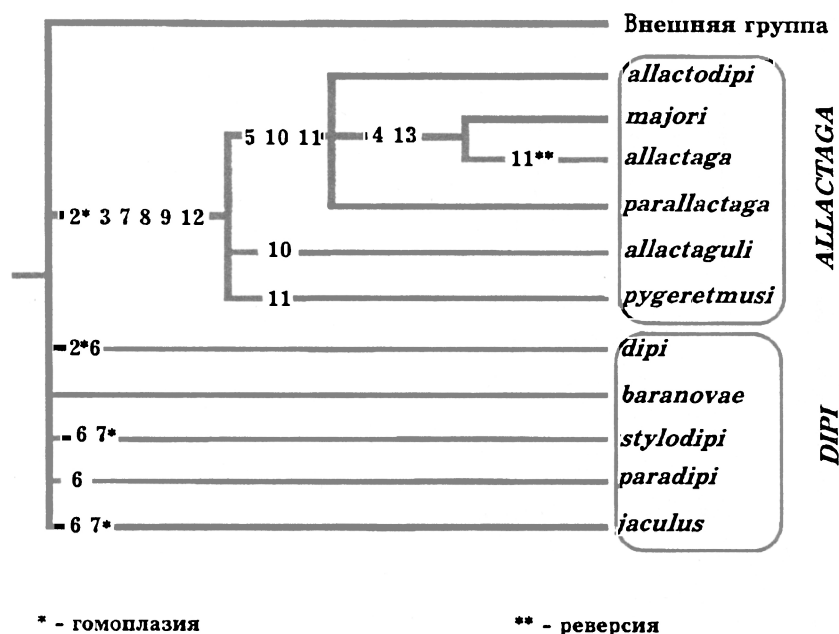


Рис. 1. Кладограмма подрода *Dipodomys*, строгий консенсус 42 деревьев. Показатели: длина 25 шагов, ci = 0.72, hi = 0.87.

Fig. 1. Cladogram of the subgenus *Dipodomys*, strict consensus of 42 trees. Indices: length 25, ci = 0.72, hi = 0.87.

На первом этапе анализа были получены 42 равноэкономных дерева 25 шагов длины, с параметрами: ci (индекс консистенции) = 0.72, hi (индекс гомоплазий) = 0.87. Консенсусное дерево (прямой консенсус) изображено на рис. 1. Структура этого дерева позволяет различить набор плезионов, соответствующий группе видов *dipi*, и кластер, представленный группой видов *allactaga*, который маркирован четырьмя синапоморфиями: щетинки *ic2—ic3* короче *ic1* (признак 3), щетинки *ic2—ic4* пальцевидные (8), щетинки *cxII—IV* пальцевидные (9), щетинки *d5* короче 6 мкм (12). Два признака: колено IV с 6 щетинками (2) и щетинки *cxII* 1, 2 почти равны *cxI* 1, 2 (7), распределены на древе мозаично и представляют собой гомоплазии. Апomorphicное состояние признака 11 (щетинки *d3* ланцетовидные) испытывает реверсию у вида *C. allactaga* (Fain et Lukoschus, 1979).

На втором этапе анализа были исключены признаки, выступающие в данной структуре кладограммы как гомоплазии. Кроме уже использовавшихся был привлечен новый признак — строение трех передних пар щетинок генитального щитка самца. Самцы известны не для всех видов подрода *Dipodomys*. Однако у всех описанных самцов группы *allactaga* эти щетинки пальцевидные (апоморфия), а у *dipi* — волосовидные (плезиоморфия). Все виды группы *allactaga* обладают уникальным набором синапоморфий (рис. 1). Поэтому мы предполагаем, что пальцевидные щетинки генитального щитка самцов являются синапоморфией данной группы, и условно приписываем апomorphicное состояние этого признака двум видам, самцы которых неизвестны: *C. majori* (Bochkov, 1997) и *C. alactaguli* (Bochkov, 1997).

При проведении второго этапа единственным дополнительным поставленным условием был запрет на реверсии (параметр Iteev. Up). Это условие определялось спецификой использованных признаков, так как реверсии для большинства из них маловероятны. Впрочем, согласованное древо, полученное без этого допущения, не отличалось по своей типологии от древа с запретом на реверсии.

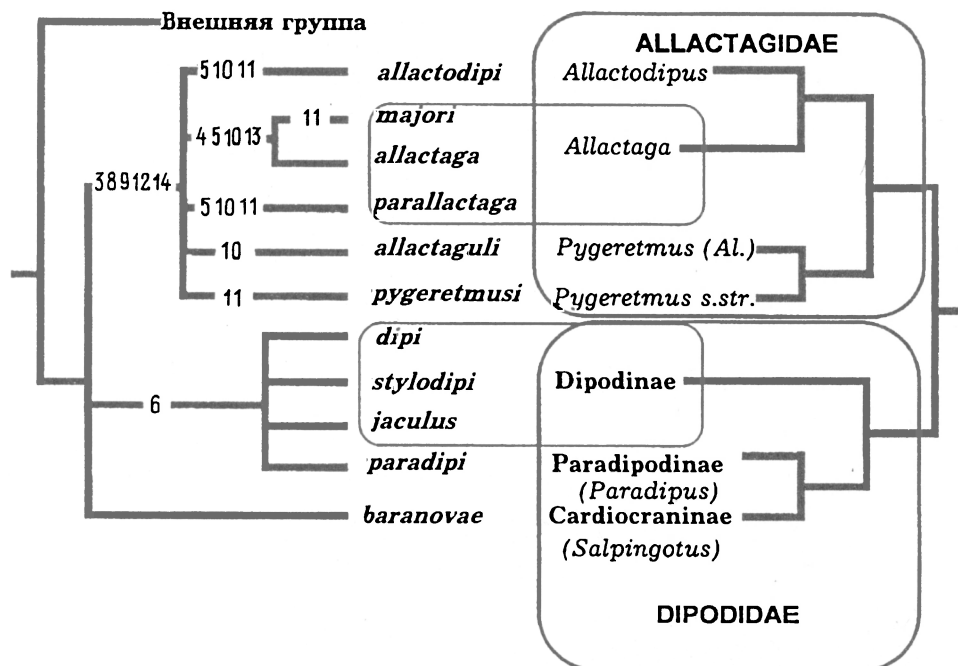


Рис. 2. Филогения тушканчиковых сем. Dipodidae и Allactagidae (по: Шенброт, 1992) и кладограмма подрода *Dipodomys*, (Bootstrap анализ, гомоплазии удалены). Показатели кладограммы: длина 20 шагов, ci = 0.600, hi = 0.400.

Fig. 2. Phylogeny of the jerboas of the families Dipodidae and Allactagidae (after: Shenbrot, 1992) and cladogram of the subgenus *Dipodomys* (Bootstrap analysis, homoplasies deleted). Indices: length 20, ci = 0.600, hi = 0.400.

Результатом анализа явилось единственное дерево длиной 14 шагов с параметрами ci = 0.857, hi = 0.143. На рис. 2 приведено дерево, полученное дополнительно проведенным Bootstrap-методом (для 100 деревьев), его параметры: длина 20 шагов, ci = 0.600, hi = 0.400. Отличия данного дерева от согласованного дерева первого этапа состоят в более информативной структуре для группы *dipi*. Эта часть кладограммы включает кластер, в который входят четыре вида, и плезион, представленный видом *C. baranova* (Bochkov, 1997) (рис. 2). Выделенный кластер маркирован одной, но весьма весомой синапоморфией 6 (щетинки *ve* состоят из волосовидного жгутика и ланцетовидной крышечки), независимое происхождение которой весьма маловероятно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение кладограммы подрода *Dipodomys* с филогенией тушканчиковых сем. Dipodidae и Allactagidae, взятой из работы Шенброта (1992) (рис. 2: даны только те роды хозяев, на которых обнаружены миобии), позволяет сделать вывод о высокой степени их совпадения. Такое соответствие филогений является ярким примером параллельной эволюции. Одной из основных причин филогенетического параллелизма в данном случае, видимо, является далеко зашедшая морфологическая специализация различных родов тушканчиковых (Шенброт и др., 1995), сделавшая невозможными вторичные переходы клещей с представителями одного рода на другой. Несоответствие полученной кладограммы данному варианту филогении Dipodoidea заключается в положении вида *C. paradipi* (Bochkov, 1997), входящего в один

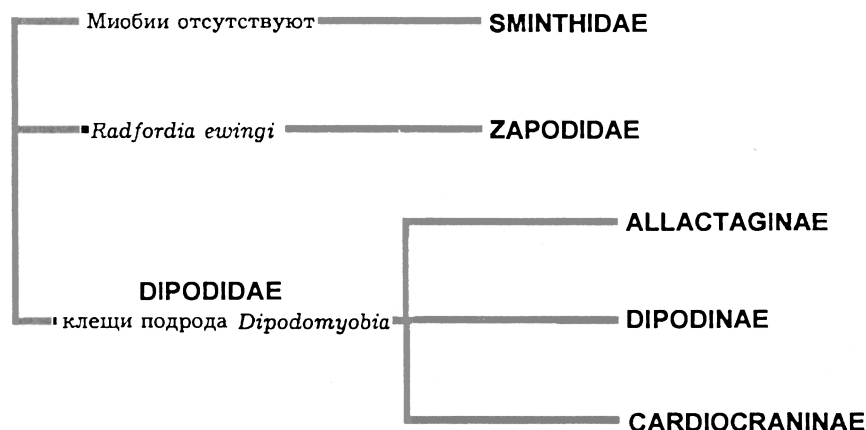


Рис. 3. Филогенетические связи семейств и подсемейств тушканчикообразных (по: Воронцов и др., 1971) и распределение по ним клещей сем. Myobiidae.

Fig. 3. Phylogenetic relationships of families and subfamilies of the jerboas (after: Vorontsov et al., 1971) and distribution of the mite family Myobiidae on them.

кластер с паразитами Dipodinae. Хозяин этого вида — *Paradipus ctenodactylus* относится к монотипическому подсем. Paradipodinae (Dipodidae), которое является сестринской группой для подсем. Cardiocraninae (Dipodidae) (рис. 2). Следует заметить, что для синапоморфий, объединяющих подсем. Cardiocraninae и Paradipodinae, имеется высокая вероятность независимого происхождения (Шенброт, 1992). Таким образом, нельзя исключить того, что подсем. Paradipodinae может быть сестринской группой для диподин, а не кардиокранин.

Несмотря на практически полное совпадение филогении миобиид подрода *Dipodomys* со схемой кластических отношений внутри сем. Allactagidae и Dipodidae, такого соответствия на уровне семейств тушканчикообразных не наблюдается.

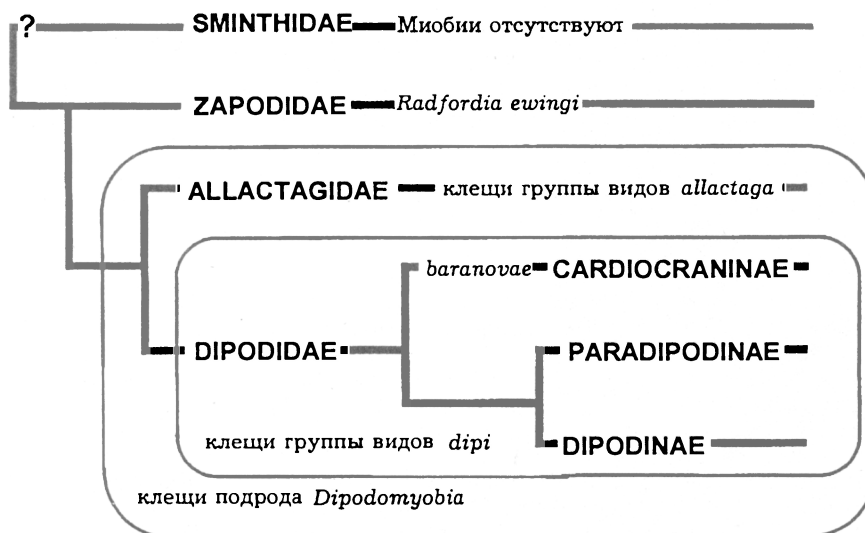


Рис. 4. Филогенетическое древо семейств и подсемейств тушканчикообразных, основанное на данных по распределению клещей сем. Myobiidae.

Fig. 4. Phylogenetic tree of families and subfamilies of the jerboas based on host-parasite association data of the mite family Myobiidae.

Согласно Шенброту (1992), надсем. *Dipodoidea* включает в себя четыре равноудаленных семейства: *Sminthidae*, *Zapodidae*, *Allactagidae* и *Dipodidae*. Как уже говорилось выше, миобии отсутствуют на *Sminthidae*, что косвенно свидетельствует о значительной обособленности данного семейства, представлены на *Zapodidae* своеобразным видом неясного таксономического положения, а на тушканчиках остальных двух семейств — видами подрода *Dipodomys*. В этом подрode виды группы *allactaga* паразитируют на тушканчиках сем. *Allactagidae*, *dipi* — на *Dipodidae*. Единственный известный вид, паразитирующий на *Cardiocraninae*, *C. baranovae* резко отличается от других представителей подрода признаками как аутапоморфного характера: ланцетовидные щетинки *vi* самки (у остальных видов подрода волосовидные), задние щетинки на генитальном щитке самца пальцевидные (у других — волосовидные), так и аутоплезиоморфного характера: дополнительная щетинка на коксах III—IV и на генитальном щитке самца. Весьма вероятно, что миобии с других представителей этого подсемейства будут обладать сходным с *C. baranovae* строением. В этом случае их можно будет объединить в отдельную группу, приуроченную к *Cardiocraninae*. Поэтому данный вид помещен в группу *dipi* условно.

Воронцовым с соавторами (1971) на основании цитогенетических данных высказана гипотеза о разделении надсем. *Dipodoidea* на три основных ствола (семейства): *Zapodidae*, *Sminthidae* и *Dipodidae* (последнее с подсем. *Dipodinae*, *Cardiocraninae* и *Allactaginae*). Данная гипотеза подтверждается и распределением миобий по семействам и подсемействам тушканчикообразных (рис. 3).

Предполагаемый нами вариант филогении тушканчикообразных, основанный на их связях с клещами сем. *Myobiidae* (рис. 4), также хорошо согласуется с взглядами Воронцова и соавторов (1971). Паразитирование видов подрода *Dipodomys* свидетельствует о большей близости *Dipodidae* и *Allactagidae* друг к другу, чем к двум остальным семействам. Эти два семейства рассматриваются нами как сестринские группы. Подсем. *Paradipodinae* является сестринским для *Dipodidae*, так как вид *C. paradipei*, обитающий на *P. ctenodactylus*, входит в один кластер с паразитами *Dipodinae*. Подсем. *Cardiocraninae* включено в диподид как сестринская группа клады *Dipodinae*—*Paradipodinae*, поскольку на этих хозяевах обитает, хотя и весьма своеобразный, но тяготеющий к группе *dipi*, вид *C. baranovae* (рис. 4).

Благодарности. Автор выражает сердечную признательность куратору коллекции лаборатории млекопитающих ЗИНа Г. И. Барановой за возможность проведения сборов клещей с заспиртованных тушек тушканчикообразных, составивших основу данного исследования, а также С. В. Миронову и Н. И. Абрамсон (ЗИН) за критическое прочтение рукописи.

Исследование проведено при поддержке Фонда фундаментальных исследований (РФФИ), грант № 00-04-49323.

Список литературы

- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., 1982. 320 с.
- Бочков А. В. Два новых подрода миобийных клещей рода *Radfordia* Ewing (Acariformes, *Myobiidae*) // Энтомол. обозр. 1997. Т. 76, № 3. С. 682—704.
- Бочков А. В. Клещи сем. *Myobiidae* (Acar: Prostigmata) и их положение в системе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999а. 22 с.
- Бочков А. В. Система и паразито-хозяйные связи клещей подсем. *Myobiinae* (Acariformes: *Myobiidae*) // Энтмол. обозр. 1999б. Т. 78, № 3. С. 764—776.
- Воронцов Н. Н., Малыгина Н. А., Раджабли С. И. Хромосомы тушканчиков (*Rodentia*, *Dipodidae*) // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 12. С. 1853—1860.
- Шенброт Г. И. Кладистический подход к анализу филогенетических отношений тушканчикообразных (*Rodentia*; *Dipodoidea*) // Сб. тр. зоол. музея МГУ. 1992. Т. 29. С. 176—201.
- Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гептнер В. Г., Ковальская Ю. М. Тушканчикообразные. Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: Наука, 1995. 573 с.

- Brooks D. R. Testing the context and extent of host-parasite coevolution // Syst. Zool. 1979. Vol. 28. P. 299—307.
- Brooks D. R. Hennig's parasitological methods: a proposed solution // Syst. Zool. 1981. Vol. 30. P. 229—249.
- Clayton D. H., Moore J. Introduction. Clayton D. H., Moore J. (eds.). Host-parasite evolution. General principles and avian model. Oxford; N. Y.; Tokyo, 1997. P. 1—6.
- Dusbabek F. To the philogeny of genera of the family Myobiidae (Acarina) // Acarologia. 1969. Vol. 11, N 3. P. 537—574.
- Eichler W. Some rules in ectoparasitism // Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 12). 1948. Vol. 1. P. 588—598.
- Fain A. Notes sur la nomenclature des poils idiosomaux chez les Myobiidae aves description de taxa nouveaux (Acarina: Trombidiformes) // Acarologia. 1973. Vol. 15, N 2. P. 279—309.
- Fain A. Observations sur les Myobiidae parasites des rongeurs. Evolution parallele hotes parasites (Acariens: Trombidiformes) // Acarologia. 1975. Vol. 16, N 3. P. 441—475.
- Fain A. Adaptation, specificity and host-parasite coevolution in mites (Acari) // Intern. J. Parasitol. 1994. Vol. 24, N 8. P. 1273—1283.
- Fain A., Lukoschus F. S. Nouvelles observations sur les Myobiidae parasites de rongeurs (Acarina: Prostigmata) // Acta Zool. Pathol. Antverp. 1977. Vol. 69. P. 11—28.
- Kim K. C. Parasitism and coevolution. Epilogue. Kim K. C. (ed.). Coevolution of parasitic arthropods and mammals. N. Y.; Chichester; Brisbane; Toronto; Singapore, 1985. P. 559—640.
- Jameson E. W. A summary of the genera of Myobiidae (Acarina) // J. Parasitology. 1955. Vol. 4, N 4. P. 407—416.
- Nutting W. B. Prostigmata-Mammalia. Validation of coevolutionary phylogenies. Kim K. C. (ed.). Coevolution of parasitic arthropods and mammals. N. Y.; Chichester; Brisbane; Toronto; Singapore, 1985. P. 559—640.
- Timm R. M. Fahrenholz's rule and resource tracking: a study of host-parasite coevolution. M. H. Nitecki (ed.). Coevolution. Chicago, 1983. P. 225—265.
- Uchikawa K. Myobiidae (Acarina, Trombidiformes) associated with minor families of Chiroptera (Mammalia) and a discussion of phylogeny of chiropteran myobiid genera // J. Parasitol. 1988. Vol. 74, N 1. P. 159—176.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 29.06.2000

PARALLEL EVOLUTION OF MITES OF THE FAMILY MYOBIIDAE (ACARI: PROSTIGMATA) AND JERBOAS (RODENTIA: DIPODOIDEA)

A. V. Bochkov

Key words: Myobiidae, jerboas, Dipodoidea, parallel evolution, parasites.

SUMMARY

The phenomenon of the parallel evolution is considered with the example of the myobiid mites (Acari: Prostigmata: Myobiidae) and the jerboas (Rodentia: Dipodoidea).

According to recent phylogenetic studies of the superfamily Dipodoidea it is separated into 4 family: Allactagidae, Dipodidae, Zapodidae and Sminthidae (Shenbrot et al., 1995). The myobiid mites of the subgenus *Dipodomyobia* (11 species) of the genus *Cryptomyobia* are known as specific parasites associated with jerboas of the families Dipodidae and Allactagidae. One more species (*Radfordia ewingi*) considered as *incertae sedis* species within the genus *Radfordia* is found on the jerboas of the family Zapodidae. The myobiid mites are apparently absent on the members of the family Sminthidae.

The reconstruction of phylogeny of the myobiid subgenus *Dipodomyobia* was carried out by the cladistic method (software PAUP 3.0s). The analysis was based on 13 morphological characters. At the first step of analysis 42 parsimonious trees have been obtained. The strict consensus tree displays one distinct cluster, which incorporates mites of the *allactaga* species of group restricted to the jerboa family Allactagidae, and several plesions, species of which are usually referred to as *dipi* species group and associated with the family Dipodidae (fig. 1).

At the second step of analysis, two characters, which appeared as homoplasies at the first step of analysis were excluded, and one new characters (structure of male genital shield) was additionally included. Single cladogram obtained displays two general clusters and one plesion. The first cluster comprises the *allactaga* species group (parasites of Allactagidae). The second cluster incorporates the *dipi* species group, the parasites of subfamilies Dipodinae and Paradipodinae of Dipodidae).

The plesion is represented by one species *Cryptomyobia baranovae* being a specific parasite of *Salpingotus crassicauda* (Cardiocraninae, Dipodidae).

There is the high level congruence between the pattern of myobiid cladogram and jerboas phylogeny proposed by Shenbrot (1992) (fig. 2). The position of one species *C. paradipi* (the parasite of *Paradipus ctenodactylus*, single representative of subfam. Paradipodinae) does not fit to this phylogenetic system of the jerboas. This mite species belongs to the cluster *dipi*. All others myobiid species of this group are the parasites of the subfamily Dipodinae. In the cladogram of jerboas, the subfam. Paradipodinae is a sister group of Cardiocraninae, but not of Dipodinae, as it is suggested by the parasitological data. If sinapomorphies in the node Paradipodinae—Cardiocraninae are not correct (as Shenbrot admitted), there would be a complete congruence between the phylogenetic pattern of myobiid and of jerboas.

The general phylogeny of Dipodoidea based on cytogenetical data was proposed by Vorontsov e. a. (1971). 3 families only were recognized within Dipodoidea: Zapodidae, Sminthidae and Dipodidae. The latter family included 3 subfamilies: Dipodinae, Cardiocraninae and Allactaginae. The version of the jerboa phylogeny proposed in the present paper based on parasitological data corresponds in general lines to the hypothesis of Vorontsov e. a. (1971). The myobiid mites are absent on Sminthidae, they are represented by one species *incertae sedis* on Zapodidae, and by the subgenus *Dipodomyobia* on others jerboas (Dipodidae sensu Vorontsov e. a.). According to the parasitological data, the subfamilies Dipodinae and Allactaginae are the sister groups, because the myobiid mites of the subgenus *Dipodomyobia* parasitise on the jerboas of these taxa only. The subfamily Paradipodinae (sensu Shenbrot) is a sister group for Dipodinae, as far as species *C. paradipi* is the sister species to other members of the *dipi* group. The subfamily Cardiocraninae is a sister group for the node Dipodinae-Paradipodinae and also should be included to Dipodidae, because the aberrant species *C. baranovae* is obviously related to the *dipi* species group.